

AMAZONIANA	VIII	1	129 – 147	Kiel, September 1983
------------	------	---	-----------	----------------------

Zur Bodenfauna der andinen Paramoregion

von

Helmut Sturm

Hochschule Hildesheim

Einleitung

Als Paramos bezeichnet man die zwischen der oberen Baumgrenze und der unteren Dauerschneegrenze gelegenen Gebiete in den humiden Teilen der Tropengebirge (vgl. STURM 1978). Die hier geschilderten Untersuchungen wurden größtenteils in einer besonders charakteristischen und große Flächen des Paramos bedeckenden Pflanzengesellschaft durchgeführt. Sie ist durch das Vorherrschen von Wollschopfpflanzen (Espeletiinae: Asteraceae) und Gramineen gekennzeichnet (Abb. 2), kommt in den besuchten Gebieten in einer Höhenlage zwischen 3200 und 4300 m vor und ist auf die Anden Kolumbiens, Venezuelas und Ekuadors beschränkt. Die Ökologie der Paramoregion findet erst in den letzten zehn Jahren ein verstärktes Interesse (SCHNETTER et al. 1976; STURM 1978; SALGADO-LABOURIAU 1979; CLEEF 1981). Ihre Erforschung steht jedoch noch in den Anfängen, besonders im Hinblick auf die Fauna.

Die eigenen Freilandarbeiten wurden in den Jahren 1955/56, 1967 - 1969 und 1978 durchgeführt und hatten das Ziel, eine erste und vorläufige Gesamtschau wichtiger ökologischer Probleme der Paramoregion unter Einschluß der Fauna zu versuchen, um erste gezielte Maßnahmen zur Rettung dieses stark bedrohten Bioms einzuleiten und detaillierte Forschungen gezielt ansetzen und effektiv durchführen zu können.

Die Untersuchung zu den Böden und der Bodenfauna dieser Region umfaßt den kleineren Teil des Vorhabens, das an anderer Stelle umfassender dargestellt werden soll. Dem holistischen Ansatz und der Dürftigkeit der seither vorliegenden Daten entsprechend, kann es sich hier nur um ein kritisches Sichten von ersten, systematisch gewonnenen Daten und um ein Aufzeigen von Problemen handeln.

Nach der Erfassung der Bodenfauna im Páramo de Monserrate, die sich über 14 Monate erstreckte (1968/69), wurde versucht, möglichst charakteristische und über das Gesamtgebiet des Espeletienparamos verteilte Lokalitäten herauszugreifen und hier erste Proben zu sammeln (Abb. 1)

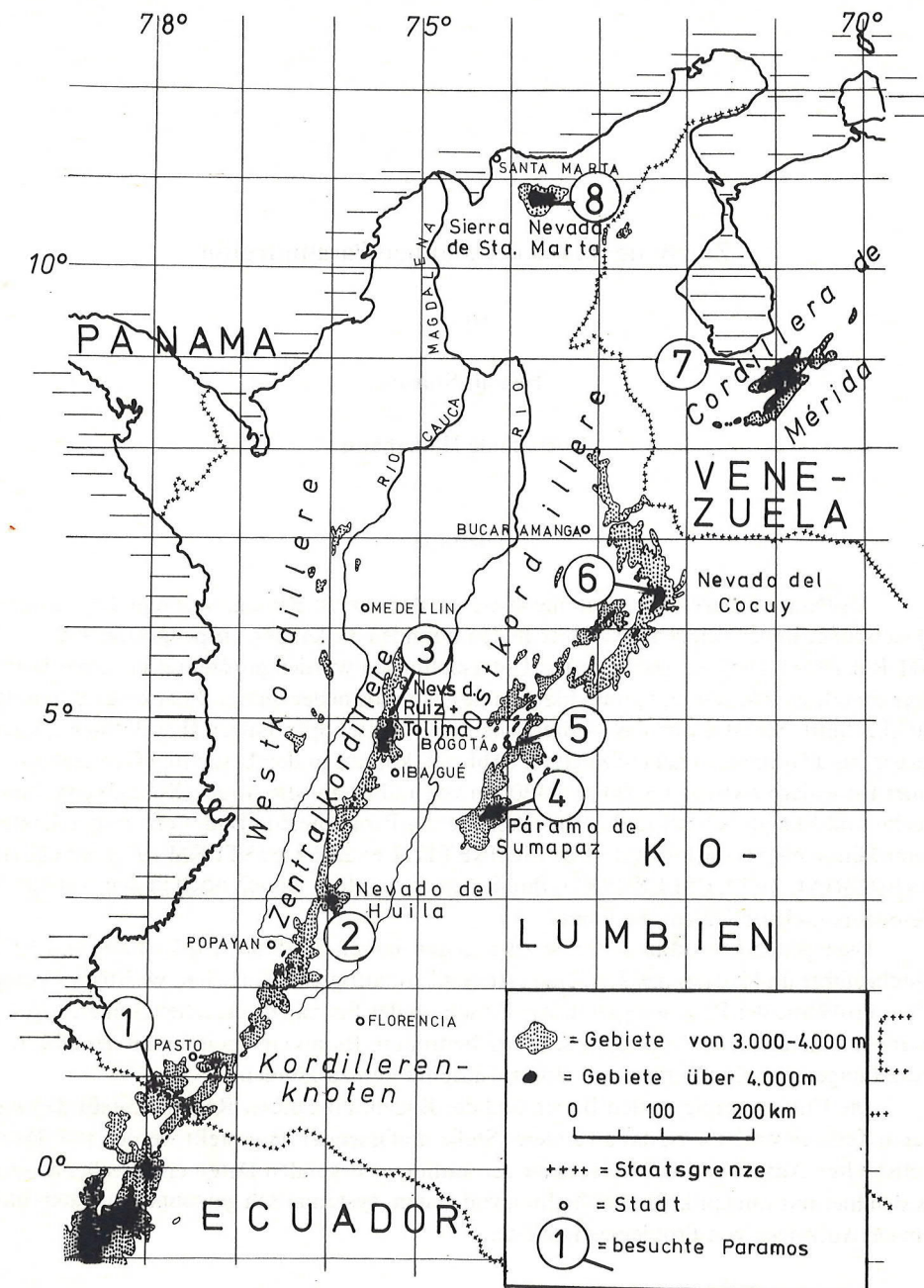


Abb. 1:
Übersicht über die besuchten Paramogebiete (Nevado = Schneeberg).

1a. **Cumbal**: Höhenzug ca. 7 km NW vom Ort Cumbal ($4^{\circ} 54' N$, $77^{\circ} 47' W$) Juni/Juli 1956 und Okt. 1978. Typischere Paramogebiete ab ca. 3300 m; Vegetation verändert durch Beweidung und Abbrennen. Probennahme gegen Ende einer mehrmonatigen Trockenzeit.

1b. **Chiles**: Gebiet nahe der Paßstraße beim gleichnamigen Vulkan, ca. 23 km WSW vom Ort Cumbal. Vegetation wenig anthropogen verändert; drei verschiedene Pflanzengesellschaften eng benachbart: Espeletien + Gramineen/*Loricaria* + andere Zwergsträucher/Polsterpflanzen.

2. **Huila**: Nevado der Zentralkordillere ($2^{\circ} 59' N$, $75^{\circ} 59' W$); Untersuchungsgebiet an der Westseite gelegen, ca. 3700 m hoch; Juli 1978; Vegetation praktisch nicht anthropogen verändert, Paramogesellschaften ab ca. 3700 m, reiches Vorkommen von Moosen; hohe Niederschlagsmengen.

3. **Ruiz**: Nevado der Zentralkordillere ($4^{\circ} 55' N$, $75^{\circ} 19' W$); Untersuchungsstellen: (a) bei Straße 6 km NNW, (b) bei Laguna Verde 7 km SSW; Okt. 1978; z. T. Paläoböden durch Überdeckung erhalten; Vegetation bei (a) durch Beweidung stark verändert, bei (b) unbeeinflusst.

4. **Sumapaz**: Weiträumiges Paramogebiet der Ostkordillere; Untersuchungsgebiet ca. 8,5 km NO von San Juan de Sumapaz ($4^{\circ} 15' N$, $74^{\circ} 15' W$); Okt. 1978; Vegetation durch Abbrennen, z. T. auch durch Beweidung stärker verändert.

5. **Bogotá**: Hauptstadt Kolumbiens ($4^{\circ} 35' 56'' N$, $74^{\circ} 4' 51'' W$ – Observatorio Nacional) umgeben von mehreren Paramogebieten, u.a. Monserrate: 7,5 km NO, Vegetation stellenweise sehr natürlich, 1980 abgebrannt; Cogua (= Páramo de Guerrero), ca. 58 km N, Vegetation der Untersuchungsstelle wenig verändert. 1955/56, 1968/69, 1978.

6. **Sierra Nevada del Cocuy**: Ausgangspunkt Guican ($6^{\circ} 27' N$, $72^{\circ} 23' W$); Sept. 1978. (a) und (b) bei Laguna Grande de los Verdes, ca. 13 km NO, Vegetation durch Beweidung etwas verändert; (c) oberhalb Finca Ritacuba, ca. 5,5 km OSO Guican; Vegetation stärker durch Beweidung und Abbrennen verändert.

7. **Cordillera de Mérida**: Laguna de Mucubají, ca. 43 km NO von Mérida; Nov. 1978; Vegetation u. a. durch künstliche Anpflanzung von Coniferen verändert.

8. **Sierra Nevada de Santa Marta**: Duriameina (Südteil des Massives) ca. 11,5 km NNO von San Sebastian de Rabago ($10^{\circ} 34' N$, $73^{\circ} 36' W$) Dez. 1978; Vegetation stärker durch Beweidung gestört.

Methoden

Die Methoden zur Bestimmung der physikalisch-chemischen Eigenschaften der Böden werden z. T. weiter unten erwähnt und ausführlicher bei SILVA et al. (1973) besprochen. Die wichtigsten Methoden zur Erfassung der Bodenfauna waren die Berlese-Methode (Probengröße in der Regel 250 ml, Beheizung durch Glühlampen von 25 W) und die direkte Untersuchung von an Ort und Stelle in Alkohol fixierten Kleinproben (2 - 8 ml) bei 12,5 - 50facher Vergrößerung. Die letztgenannte Methode brachte sehr gute Ergebnisse im Hinblick auf Enchytraeen, Collembolen und Milben, für Copepoden und Nematoden scheint sie empfehlenswert. Sie hat im Gelände den großen Vorteil, nicht auf Extraktionsapparaturen angewiesen zu sein. Ergänzend wurden die Flotationsmethode und die makroskopische Untersuchung von Proben herangezogen.

Kurzcharakteristik des Paramoklimas

Die mittleren Temperaturen der Paramoregion liegen unter $10^{\circ} C$ (im Páramo de Monserrate bei Bogotá in 3250 m Höhe ca. $8,4^{\circ} C$). Die jährlichen Schwankungen der Monatsmittel überschreiten in der Espeletienregion fast nie $3^{\circ} C$. Die tageszeitlichen Temperaturschwankungen sind an sonnigen Tagen, die auch im Paramo nicht selten sind, ausgeprägt und liegen in der Amplitude zwischen 4 und $17^{\circ} C$. Gegenüber den täglichen Temperaturschwankungen in trockeneren Gebieten gleicher Höhenlage und ähnlicher geographi-

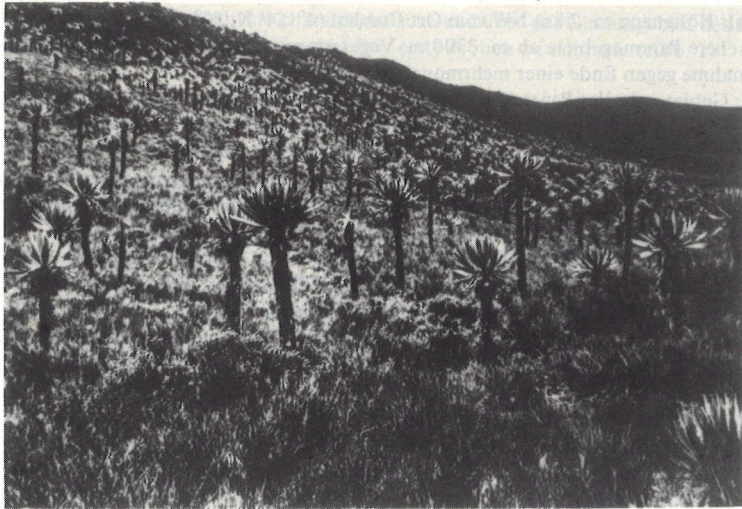


Abb. 2:
Vegetation im Páramo de Chingaza bei Bogotá; Höhe ca. 3.500 m. Wollschopfpflanzen (hier *Espeletia grandiflora* H. et B.; Höhe bis ca. 1,50 m) überragen die überwiegend aus Gräsern und Zwergsträuchern bestehende Krautschicht.

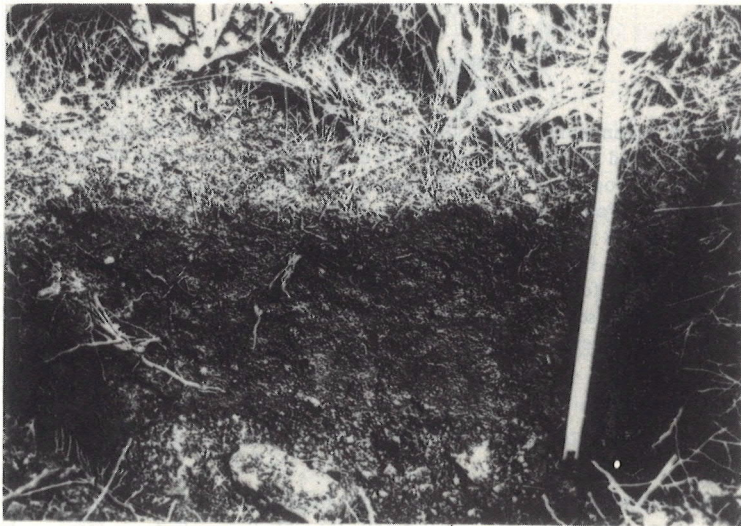


Abb. 3:
Bodenprofil im Páramo de Monserrate (3230 m) bei Bogotá. Der schwarze, ca. 30 cm dicke A-Horizont liegt dem C-Horizont (Sandstein) direkt auf.

scher Breite sind sie jedoch gemäßigt. Wesentlich höhere Temperaturen werden an der Oberfläche vegetationsarmer Stellen der schwarzen Paramoböden gemessen. Die Maximalwerte im P. de Monserrate gingen mehrfach über 50 °C hinaus, während dort andererseits gelegentlich Bodenfröste vorkommen. Die Höhengrenze mit fast täglichen Bodenfrösten dürfte deutlich über 4000 m liegen.

Als jährliche Niederschlagsmenge für Paramogebiete mit Espeletienvegetation wurden zwischen ca. 600 mm (Mucuchies, Cordillera de Mérida) und 2850 mm (La Cumbre, Westkordillere) gemessen. Sie liegt aber im Huila wahrscheinlich noch deutlich höher. Die Anzahl der ariden Monate im Sinne von LAUER (1952) beträgt höchstens drei, in der Regel 0 - 2 Monate. Dies bewirkt, daß Paramoböden allenfalls oberflächlich austrocknen.

Die relative Luftfeuchtigkeit sinkt an sonnigen Tagen oft auf unter 50 % (mit noch tieferen Werten in Bodennähe), erreicht nachts jedoch in der Regel Werte von oder nahe 100 %. Neblige und regnerische Tage sind häufig.

Orkanartige Winde von über 16 m/sec. sind für den Espeletienparamo sehr selten, meist liegt die Windstärke unter 6 m/sec.; Stunden fast völliger Windstille sind nicht ungewöhnlich.

Das Mikroklima ist durch das Fehlen eines durchgehenden schützenden Blätterdaches bis hin zur Bodenoberfläche stark differenziert. Espeletien – besonders Exemplare mit gut erhaltenem Blattmantel – und Horstgräser bilden Inseln eines deutlich ausgeglicheneren Mikroklimas, das sich auch auf die Bodenoberflächen in ihrem Einflußbereich überträgt. (Einzelheiten zum Klima vgl. EIDT 1968; STURM 1978; LAUER 1979).

Physikalisch-chemische Bodeneigenschaften

Zu diesem Aspekt liegen schon eine Reihe von Arbeiten vor: ZÖTTL (1970), LUNA (1975), CORTES (1976), HETSCH (1976), FÖLSTER et al. (1977), FÖLSTER und VON CHRISTEN (1977), FÖLSTER und HETSCH (1978). Sie beschäftigen sich jedoch meist nur am Rande mit Paramoböden. Eine vergleichende Untersuchung für Böden der Paramoregion fehlt bisher.

Das Ausgangsmaterial der untersuchten Böden war verschiedenartig. Stärker beteiligt waren:

- vulkanische Aschen und Sande: Cumbal/Chiles, Ruiz
- stärker tonhaltige diluviale Ablagerungen: Sumapaz, Cruz Verde bei Bogotá, Sierra N. de Sta. Marta
- diluviale Moränen mit hohen Sand- und Geröllanteilen: Cocuy (Laguna Grande), Mérida (Mucubají)
- Verwitterungsprodukte des anstehenden Gesteins: Monserrate (Kreidesandstein), Huila (Andesite und Basalte), Sta. Marta (feldspatreicher Granit)

Für die Paramos Monserrate, Cogua, Sumapaz und Cocuy ist die Beteiligung vom Wind transportierter vulkanischer Aschen an der Bodenbildung wahrscheinlich oder zumindest nicht auszuschließen (FORERO und CORTES 1977). Nur für die Sierra Nevada de Sta. Marta und die Sierra von Mérida sind Ascheschichten nicht zu erwarten. Weiterhin werden bei der Gebirgsbildung gehobene Alterite und Aluvionen erwähnt (FÖLSTER et al. 1977).

Profil: An den untersuchten Stellen kamen fast nur AC-Profile vor. Auch die chemische Analyse gab nur in einem Fall (Tab. 1: Ruiz 3 b) einen Hinweis auf die Existenz eines B oder (B)-Horizontes. An fast allen untersuchten Stellen fehlten außerdem deutlich abgesetzte und stärker entwickelte A₀ Horizonte. Sie sind in der angrenzenden Bergwaldregion regelmäßig vorhanden und erreichen dort bis zu 50 cm Mächtigkeit. Ausnahmen im Paramo bildeten die Humusansammlungen unter Polsterpflanzen, die Histosole anmooriger Stellen, die sich in ebenen Gebieten oder über Stellen mit hohem Grundwasserstand entwickelten, sowie eine eigenartige, rotbraune, fein zerteilte und in feuchtem Zustand stärker elastische Humusform, die in der *Loricaria*- und Polsterpflanzengesellschaft beim Vulkan Chiles (ca. 4000 m) vorkam.

A₁-Horizont: Er erreichte stellenweise eine Mächtigkeit von über 1 m (z. B. in Cumbal und Cruz Verde), in der Regel jedoch 30 - 50 cm. Seine normale Farbe in naturfeuchtem Zustand war tiefschwarz, sie blieb entweder ohne merkliche Aufhellung bis zum Ausgangsgestein erhalten oder ging über kontinuierliche Zwischentöne in die Farbe des C-Horizontes über. In den besuchten Gebieten der Sierra Nevada de Sta. Marta und der Cordillera de Mérida war die vorherrschende Farbe der oberen Schichten, die z. T. durch Steinschutt und Geröll verdeckt waren, dunkelbraun. Hier blieb der C-Gehalt der obersten 10 cm auch deutlich unter 10 % (vgl. Tabelle 1), während die entsprechende Schicht der schwarzen Paramoböden durchweg Werte über 10 % (bis 33,7 %) aufwies.

Bei Cumbal, am Ruiz und an einer Stelle im Sumapaz-Paramo wurden überdeckte A₁-Horizonte beobachtet, am Ruiz bis zu sechs, die von Ascheschichten überlagert waren (vgl. LUNA 1975, FÖLSTER et al. 1977, FÖLSTER und HETSCH 1978). In der Literatur werden für den Paramo und Subparamo neben AC-Profilen auch solche mit einem B-Horizont (z. T. als B_v-Horizont ausgebildet oder mit "horizontes placiques") erwähnt (FRANZMEIER und CORTES 1972, LUNA 1975, DUCHAFOUR 1976, HETSCH 1976, FÖLSTER und VON CHRISTEN 1977, FÖLSTER und HETSCH 1978). Insgesamt gesehen dürfte jedoch das Vorkommen von B-Horizonten und von verfestigten Schichten mit Eisenoxidanreicherungen innerhalb der Espeletien- und Grasparamovegetation mit normaler Ausbildung des A₁-Horizonten und ungestörter Vegetation zu den Ausnahmen gehören. So werden AC-Profile auch von fast allen o. g. Autoren mitaufgeführt. ZÖTTL (1970) findet nur in einem der von ihm untersuchten Bodentypen eines Paramogebietes bei Mérida Anzeichen für einen Eisentransport. Auch die Mikromorphologie des näher untersuchten Bodens im Monserrate-Paramo bei Bogotá gab keinerlei Hinweise auf eine Podsolierung (STURM 1978). Die fein zerteilte organische Materie des A₁-Horizonten scheint einer vertikalen und lateralen Verlagerung von Substanzen entgegenzuwirken, ein Effekt, der durch den Allophan-Anteil der Ascheböden anscheinend noch verstärkt wird. Verfestigungen durch Eisenoxidanreicherungen dürften z. T. auf ehemalige Waldvegetation oder Wassersättigung bei geringer Drainage (hydromorphe Bildungsbedingungen) hindeuten. Nicht auszuschließen ist, daß ein Transport von Aluminium seither vielfach übersehen worden ist, da die damit verbundenen Veränderungen wenig augenfällig sind.

Die überprüften physikalischen Eigenschaften waren relativ einheitlich. Bei den meisten Böden überwogen die sandig-schluffigen oder die fein-zerteilten organischen Anteile. Nur bei den Proben vom Sumapaz, im C-Horizont von Sta. Marta (Duriameina) und in zwei Proben vom Cocuy lag der Anteil der Tonfraktion deutlich über 10 % (vgl. FRANZMEIER

Tab. 1: Übersicht über einige chemisch-physikalische Eigenschaften ausgewählter Paramoböden unter besonderer Berücksichtigung der Espeletienregion und der durchwurzelten Bodenschichten. Chemische Daten ermittelt durch Laboratorio de Suelos, Inst. A. Codazzi, Bogotá; Esp. = Espeletien, Gram. = Gramineen, Ges. = Gesamt, KAK = Kationenaustauschkapazität, S = Sand, T = Ton, U = Schluff (Lokalitäten vgl. Abb. 1).

Lokalität Höhe	Vegetation Exposition	Farbe	Horizont in cm	Tiefe in cm	Textur S/U/T in %	pH H ₂ O 1 : 1	C %	P mg : 100 g	mmol/100 g				Sättigungs %						
									Al	Ca	Mg	K	Na	KAK	Ges.	Ca	Mg	K	
1A Cumbal 3520 m	Esp. + Gram. NNW 15°	schwarz	A	0-10	68/24/8	5,1	18,6	15	2,2	8,0	5,2	1,2	0,1	14,5	72,4	20,0	11,0	7,2	1,7
		schw. gr.		72/24/4	5,4	6,7	1	0,8	0,2	0,2	0,04	0,2	0,6	34,3	1,7	0,6	0,6	0,1	
1B Chiles 3970 m	Esp. + Gram. NW 28°	schw. gr.	A	0-10	56/38/6	4,9	12,5	8	3,4	1,3	0,9	0,7	0,1	3,0	51,4	5,8	2,5	1,8	1,4
2 Huila 3700 m	Loricaria NO 25°	schw. br. dkl. br.	A	0-10	organ.	4,7	24,0	8	5,6	1,1	1,1	0,8	0,1	3,1	57,4	5,4	1,9	1,9	1,4
	Esp. + Moos. NO 30°	schwarz br. schw.	A	20-30	56/38/6	4,8	10,8	6	3,3	0,5	0,3	0,2	0,04	1,0	40,0	2,5	1,3	0,8	0,5
			A	0-10	organ.	4,1	29,2	20	6,9	1,6	1,2	2,2	0,6	5,6	81,2	6,9	2,0	1,5	2,7
3A Ruiz 3800 m	Esp. + Gram. NW 20°	schwzrl. hellbr.	A	40-50	76/20/4	5,4	9,1	12	2,6	2,4	1,4	0,6	0,1	4,5	33,3	13,5	7,2	4,2	1,8
3B Ruiz 4300 m	Esp. + Gram. + Sträuch. NW ca. 35°	schw. gr.	C	38-58	97/ 21/1	6,1	0,2	37	—	0,2	0,2	0,1	0,04	0,5	3,6	13,9	5,6	5,6	2,8
		br. schw.	A	58-90	80/16/4	6,1	3,0	8	—	0,4	1,2	0,1	0,1	1,8	14,8	12,2	2,7	8,1	0,7
		br. schw.	A	1- 7	74/24/2	5,4	4,9	15	0,6	2,6	1,3	0,1	0,3	4,3	16,9	25,4	15,4	7,7	1,8
		br. gelb	A	7-24	76/20/4	5,4	3,9	5	3,0	0,4	0,4	0,2	0,04	1,0	24,5	4,1	1,6	1,6	0,8
4 Sumapaz 3645 m	Esp. + Gram. SSO 25°	br. gelb	B?	24-39	74/22/4	5,3	2,6	7	1,4	0,4	0,4	0,1	0,04	0,9	13,2	6,8	3,0	3,0	0,8
		braun	C	39-64	78/20/2	5,3	4,3	3	1,8	0,2	0,2	0,1	0,1	0,6	18,6	3,2	1,1	0,5	0,5
5 Bogotá 3650 m	Esp. + Gram. OSO ca. 15°	schw. gr.	A	0-10	56/24/20	4,4	15,4	9	9,0	0,9	1,4	0,8	0,1	3,2	67,3	4,8	1,3	2,1	1,2
		br. gelb	C	40-50	22/38/40	4,7	1,1	2	6,0	0,2	0,2	0,2	0,04	0,6	19,2	3,1	1,0	1,0	1,0
		schwarz	A	0-10	organ.	3,9	33,7	9	13,4	0,9	1,8	1,2	0,2	4,1	102,7	4,0	0,9	1,8	1,2

Tab. 1: (Forts.)

Lokalität Höhe	Vegetation Exposition	Farbe	Horizont	Tiefe in cm	Textur S/U/T in %	pH H ₂ O 1 : 1	C %	P mg : 100 g	mmol/100 g				V-Wert	KAK	Sättigungs %		
									Al	Ca	Mg	K			Ges.	Ca	Mg K
6A Cocuy 4000 m	Esp. + Gram. S 30°	schw. gr.	A	0-10	72/24/4	4,4	8,2	4	5,6	0,4	0,4	0,3	0,1	1,2	39,1	3,1	1,0 1,0 0,8
6B Cocuy 4000 m	Esp. + Gram. eben	schwarz br. grau	A G	0-10 10-16	66/24/10 32/44/24	4,3 4,2	25,0 2,9	15 3	6,6 3,8	0,5 0,4	2,1 0,4	1,2 0,1	0,04 0,04	3,8 0,9	82,6 11,4	4,6 7,9	0,6 2,5 3,5 0,9
6C Cocuy 4100 m	Esp. + Gram. W ca. 35°	br. schw. braun	A A	0-10 20-30	52/38/10 54/28/18	4,1 5,0	10,9 3,8	7 10	16,3 8,6	0,2 0,2	0,2 0,2	0,4 0,2	0,04 0,04	0,8 0,6	58,6 33,5	1,4 1,8	0,3 0,3 0,6 0,6
7 Mérida 3550 m	Esp. + Gram.	dkl. br.	A	0-10	68/24/8	4,5	7,9	3	4,2	0,7	0,4	0,5	0,04	1,6	36,1	4,4	1,9 1,1 1,1
8 Santa Marta 3360 m	Lib. + Gram. OSO 15°	schwarz gelb	A C	0-10 40-50	72/22/6 38/24/38	5,1 4,5	5,5 0,5	5 4	2,4 1,6	0,4 0,2	0,4 0,2	0,2 0,1	0,1 0,04	1,1 0,5	16,3 12,4	6,7 4,0	2,5 2,5 1,6 0,8

und CORTES 1972). Bei diesen Proben waren auch einige chemische Eigenschaften auffallend (s. Tab. 1). Der Boden des A-Horizonts war in der Regel bröckelig, kaum klebrig, nicht rollbar, mit Korn- oder Subpolyedergefüge, mattschwarzer Oberfläche, vielen feinen Poren, mäßiger Wasserdurchlässigkeit und gutem Wasserspeichungsvermögen. Im Huila wurde für naturfeuchten Boden ein Wassergehalt bis zu 86 Gewichtsprozent bestimmt. Die Durchwurzelung der oberen Dezimeter war in der Regel gut bis sehr gut, der Anteil an Fein- und Feinstwurzeln hoch.

Chemische Eigenschaften der Paramoböden

1. pH-Wert: Die selbst gemessenen und die für die eigenen Proben festgestellten Werte (in H₂O 1 : 1) liegen zwischen 3,9 und 5,4 und bestätigen schon früher ermittelte Tendenzen (vgl. JENNY et al. 1948, FRANZMEIER und CORTES 1972). Die höheren Werte stammen von Ascheböden und scheinen die leichte Pufferwirkung der daraus entstandenen Verwitterungsprodukte, insbesondere des Allophans, zu bestätigen (vgl. LUNA 1975). Mit zunehmender Tiefe steigen die Werte leicht an: Die Schwankungsbreite aller unter 10 cm Tiefe gemessenen pH-Werte betrug 4,1 - 6,1.

2. N-Gehalt: Er wurde nur für vier Proben bestimmt, so daß keine allgemeinen Aussagen gemacht werden können. Nach JENNY (1950) ist aufgrund des humiden Klimas, der Höhenlage und der Lage in der Tropenregion für Paramos ein relativ hoher N-Gehalt zu erwarten. Berücksichtigt man die in der Literatur vorliegenden Analysen für typische Paramoböden (LUNA 1975; DUCHAFOUR 1976), so findet sich keine eindeutige Bestätigung für diesen Zusammenhang (N-Gehalt zwischen 0,1 und 0,46 %).

3. Phosphor: Der Gehalt an "pflanzenverfügbarem" Phosphor (nach Methode Bray II) ist im Durchschnitt gering und liegt in der Mehrzahl der Proben unter 10 mg/100 g. Über 20 mg/100 g werden entweder nur in tieferen, von Wurzeln nicht voll aufgeschlossenen Schichten oder in Rohböden ohne Espeletien erreicht. Auch in der Literatur wird P als Minimum-Element aufgeführt (LUNA 1975).

4. Aluminium: Der Anteil an austauschbarem Aluminium unterliegt großen Schwankungen (0,4 - 16,3 mmol/100 g), auf deren Ursachen (Art des Ausgangsmaterials, Verwitterungsgrad, pH usw.) hier nicht eingegangen werden kann. Bemerkenswert scheint jedoch, daß der Al-Gehalt in den Proben aus fast allen besuchten Paramos mit Ausnahme des Ruiz Werte erreicht, die als toxisch für die Mehrzahl der Pflanzen angesehen werden, d. h. bei denen die Relation Al: (Al + V-Wert) jeweils ausgedrückt in mmol/0,6 100 g übersteigt (MUNOZ und BENAVIDES 1978, S. 55). Für natürliche Vegetation ist dagegen das Verhältnis Ca : Al ausschlaggebender. Es liegt nur für vier Proben von Cumbal und vom Ruiz über 1,0 für die Mehrzahl der Proben unter 0,25.

5. Basensättigung: Die Basensättigung ist gering (Methode: Extraktion von Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, Na⁺, und K⁺ mit Ammoniumacetat 1N bei pH 7). Das Verhältnis V-Wert : KAK liegt für alle untersuchten Proben unter 50 %, dies bedeutet, daß es sich bei den A₁-Horizonten um ein umbrisches Epipedon und nicht um einen Mollisol im Sinne der USDA-Klassifikation handelt. Die K⁺-Konzentrationen liegen im Durchschnitt deutlich über denen von Na⁺, doch sind die allermeisten Werte für den größeren Teil der Pflanzenarten als

zeichneten Gruppen hinzu, so hat man eine fast vollständige Auflistung der Gruppen, die auch für die Berlesefauna vieler Böden der gemäßigten Breiten repräsentativ sind.

Eine notwendige Ergänzung im Hinblick auf die Mesofauna sind die Ergebnisse der Direktuntersuchung von Kleinproben (Tab. 3), da hier Gruppen erscheinen, die von der Berlese-Methode nicht oder kaum erfaßt werden. Es handelt sich insbesondere um Nematoden und Enchytraeiden (beide mit einer Präsenz von 96 %) und Copepoda (Harpacticidae) mit 78 % Präsenz. Für die in Tab. 2 führenden Gruppen der Milben, Collembolen und Dipterenlarven liefert die Direktmethode Mittelwerte, die für die beiden ersten Gruppen größenordnungsmäßig recht gut mit denen von Tab. 2 übereinstimmen, für die Dipterenlarven deutlich höher liegen. Für die Abnahme der Abundanzen mit steigender Höhe der Probenstellen geben die Werte der Tab. 2 und 3 kaum deutliche Hinweise. Nur die Probe aus 4640 m Höhe vom Ruiz fällt mit ihren Abundanzen deutlich ab. Die Probe aus 16 - 18 cm Tiefe (Tab. 2; Huila) deutet einen starken Rückgang der Abundanzen aller Gruppen in Tiefen unter ca. 10 cm an. Deutlicher wird diese Tendenz in den Daten zur Monserrate-Fauna (STURM 1978). Die Vermutung, daß die Bodentierabundanzen in den zentralen oberirdischen Teilen der Horstgräser, die ein dem Boden entsprechendes Lückensystem, einen hohen Anteil an toten organischen Substanzen und eine gleichbleibend hohe Feuchtigkeit aufweisen, noch höher sein könnten als in den oberen Bodenschichten, hat sich in dieser Form nicht bestätigt. In fünf Direktproben und mehreren Berleseproben aus diesem Merotop wurden zwar überwiegend hohe aber keine extrem hohen Abundanzen und eine normale Diversität an Bodentiergruppen festgestellt.

Die Daten der Berlese- und der Direktmethode wurden unter qualitativen Aspekten ergänzt durch makroskopische Beobachtungen und Aufsammlungen. Beim Graben der Profile und der Entnahme der Bodenproben fielen insbesondere Lumbriciden auf. Sie kamen in den meisten Paramos in der Länge bis ca. 20 cm vor und wurden z. T. auch für die entnommenen Proben registriert (Tab. 2). Unter Büschelgräsern traten sie besonders häufig auf. Ihre Abundanz und Biomasse dürfte im Durchschnitt geringer sein als in tiefer gelegenen Regionen (vgl. Diskussion bei STURM 1978). Möglicherweise bilden hier die besuchten venezolanischen Paramos eine Ausnahme. Dort kamen Exemplare bis 30 cm Länge vor, deren Abundanz — nach der Menge der an der Bodenoberfläche abgesetzten Exkremente zu urteilen — relativ hoch war. Eine zweite Tiergruppe, die bereits makroskopisch auffiel, waren wurzelfressende Scarabaeiden-Larven. Im Monserrate-Paramo handelte es sich z. T. um die Larven einer ca. 8 mm langen *Leucothyreus*-Art (Melolonthinae), doch kamen in verschiedenen Paramos auch Larven von größeren Formen vor. Zumindest als hemiedaphisch sind Vertreter der Hirudineen und Tricladen zu bezeichnen, die typischerweise unter leicht im Boden eingesenkten Steinen zu finden waren. Von Hirudineen wurden 1978 insgesamt 11 Exemplare in drei Paramos gefunden, davon ein Exemplar in einem *Aciachne*-Polster. Es handelte sich um drei Arten von *Blanchardiella* und eine Art von *Cylicobdella* (vgl. RINGUELET 1980); Höhenvorkommen bis 4150 m (Nevado del Ruiz). Die terrestrischen Tricladen gehören anscheinend alle der Gattung *Geoplana* an und wurden bis 3600 m Höhe nachgewiesen. Weitere auffallende Gruppen mit hemiedaphischen Vertretern sind Carabidae, Araneae, Diplopoda, Lepidopterenlarven, Opiliones, Isopoda und Chilopoda. Alle genannten Gruppen hatten in neun Sammelproben aus verschiedenen Paramos (makroskopische Aufsammlungen, besonders unter Steinen) eine Präsenz von 75 - 100 %.

Die Bestimmung der Bodenfauna bis zum Artniveau steht erst in den Anfängen. Zumindest teilweise beschrieben bzw. bestimmt sind Hirudinea (RINGUELET 1980), Copepoda (LÖFFLER mdl. Mitt.), Isopoda (VANDEL 1972), Protura (TUXEN 1976), Curculionidae (KUSCHEL mdl. Mitt.), Staphylinidae (HERMAN 1981), Pseudoscorpiones (BEIER mdl. Mitt.). Weitere Gruppen sind in Bearbeitung.

Diskussion

Physikalisch-chemische Eigenschaften:

Die hohen C- bzw. Humusgehalte in den oberen Bodenschichten bestätigen die von JENNY et al. (1948) und JAGNOW (1972) herausgestellten Korrelationen, nach denen der Humusgehalt mit steigender Höhe und steigender Niederschlagsmenge in den Tropenregionen zunimmt. Sowohl die Höhe des Humusgehaltes im Mineralboden als auch die Tiefgründigkeit der Durchmischung dürften von der Gramineenvegetation mit ihrem dichten, feinen und relativ gleichmäßig verteilten homorhizen Wurzelsystem entscheidend beeinflusst werden (vgl. FÖLSTER und HETSCH 1978). Der geringere Humusgehalt in den Böden der Sierra Nevada de Sta. Marta und der Cordillera von Mérida könnte mit der dort fehlender vulkanischen Asche, die die Akkumulation stabiler Huminsäuren eventuell fördert, zusammenhängen. Denkbar wäre auch ein Zusammenhang mit der dort deutlich geringer entwickelten Grasvegetation, vielleicht auch mit der infolge der größeren Trockenheit geringeren Produktion an organischer Substanz. Ein Hinweis für den letztgenannten Zusammenhang ist das Vorkommen von tiefgründigen, rein schwarzen A-Horizonten mit hohem C-Gehalt im Huila-Paramo, wo Gräser nur spärlich vertreten sind, aber die Nettoproduktion aufgrund der hohen Niederschlagsmengen hoch sein dürfte. Auch unter diesem Aspekt ist das Fehlen eines ausgeprägten A₀-Horizontes im Espeletien-Gramineen-Paramo unerklärlich und sind andererseits die dezimeterdicken Ansammlungen von Blattstreu in den dicht benachbarten Berg- und Nebelwäldern nach wie vor rätselhaft. Vielleicht wird die Bildung dicker Streuschichten im Bergwald von einer Kombination verschiedener Faktoren bedingt: Überwiegend allorhize, z. T. stark verholzte Wurzelsysteme + höhere Produktionsrate an organischer Substanz + Anfall der organischen Substanz in einer Form, die für eine schnelle Aufarbeitung durch Reduzenten und Bodenfauna schlecht geeignet ist + andere Zusammensetzung und Aktivität der Bodenfauna.

Landwirtschaftliche Nutzung:

Für die eigentliche Paramoregion, d. h. die Regionen oberhalb von ca. 3500 - 3800 m, ist der Anbau von Nutzpflanzen wegen der niedrigen Durchschnittstemperaturen, der Häufigkeit von Frösten, des Überwiegens stärkerer Hanglagen und der schweren Zugänglichkeit kaum diskutabel. Trotzdem war in fast allen besuchten Paramos — eine Ausnahme macht nur der Paramo del Huila — das Ökosystem der Espeletienfluren durch anthropogene Einflüsse entweder stark beeinflusst oder sogar weitgehend zerstört. Sehr negativ wirken sich intensive Beweidung und Abbrennen aus. Leider wird sich die Nutzung dieser Region als Weideland, obwohl sie wenig effektiv ist, auch in Zukunft kaum vermeiden lassen. Bei der ackerbaulichen Nutzung der Subparamogebiete zeigt es sich, daß verschiedene Kulturen,

z. B. Kartoffeln, Pferdebohnen und Gerste, durch folgende Faktoren begünstigt sein können:

- günstige physikalische Eigenschaften des Bodens:
Hohe wasserhaltende Kraft, fein poröse Struktur, relativ gute Erwärmbarkeit, leichte Bearbeitbarkeit, gutes Festhaltevermögen für Nährstoffe
- Temperaturverlauf, der zumindest an vielen Tagen eine hohe Nettoproduktion begünstigt: Kühle nächtliche Temperaturen und Tagestemperaturen vielfach nahe dem Assimilationsoptimum
- gutes Ansprechen auf Mineraldünger. LUNA (1975) empfiehlt z. B. für Böden bei Pasto und Ipiales folgendes Nährstoffverhältnis für Kartoffelkulturen:
25 - 50 kg N, 200 - 300 kg P₂O₅, 25 - 50 kg K₂O pro ha.

Offenbleiben muß jedoch, wie weit die mit der Bearbeitung verbundene gelegentliche stärkere Austrocknung und die damit verbundene Tendenz zur Pulverisierung die Nutzungsmöglichkeiten einschränken. Auch sollte die Wirkung der Bodenbearbeitung + Düngung auf die unter natürlichen Verhältnissen sehr aktive Bodenfauna, die zweifellos eine wichtige Rolle bei der Entstehung und Erhaltung des A₁-Horizontes spielt, untersucht werden.

Bodenfauna:

Obwohl in den verschiedenen Paramogebieten einheitliche Methoden angewandt wurden, ist die Vergleichbarkeit zwischen den beiden Hauptmethoden wegen der verschiedenen Probengröße und Unterschieden im Bezug auf die erfaßten Bodenschichten eingeschränkt. Einer Verallgemeinerung der Aussagen stehen auch die geringe Zahl der Proben pro Paramogebiet sowie die daraus resultierende mangelnde Berücksichtigung der Variationsbreite der Bodentypen und Bodenschichten entgegen. Andererseits treten einige Tendenzen innerhalb der Bodenfauna auch jetzt schon so deutlich hervor, daß man ihnen einen Hinweischarakter nicht absprechen kann:

Auffallend ist zunächst die hohe Diversität im Bezug auf Gruppen, die mit den angewandten Methoden erfaßbar sind. Das Spektrum enthält fast alle typischen Bodentiergruppen (Tab. 2, 3), die auch im Tiefland vorkommen. Nur die Termiten fehlen vollständig. Andere, zumindest hemiedaphische Vertreter-Gruppen sind zwar in den Tabellen 2 und 3 nicht erwähnt, wurden jedoch durch andere Methoden nachgewiesen: Tricladida, Hirudinea, Archaeognatha, Zygentoma (Nicoletiidae), Blattaria, Dermaptera, Formicoidea, Pseudoscorpiones. Für die Vertreter dieser Gruppen bleiben noch die speziellen Bedingungen des Vorkommens, Höhengrenzen, Abundanzen, Konstanz u. a. näher zu bestimmen. Schon jetzt läßt sich sagen, daß die terrikolen Hirudineen der Familie Cylicobdellidae ein recht spezifisches Element der andinen Paramoregion sind. Sie kommen zwar auch in der Bergwaldregion vor, besiedeln aber nur ausnahmsweise das Tiefland. In den gemäßigten Zonen fehlen terrestrische Vertreter (vgl. RINGUELET 1979, 1980). Die terrestrischen Tricladen der Familie Geoplanidae sind dagegen auch im Tiefland verbreitet und dringen anscheinend nur in die untere Paramoregion ein. Auch sie fehlen in der Holarktis (vgl. FRÖHLICH 1966, 1967). Ob Copepoden für den Paramo spezifisch sind bzw. regelmäßig und zahlreich auch in anderen Böden vorkommen, muß vorläufig offenbleiben (vgl. LÖFFLER 1966).

Die im Durchschnitt hohen Abundanzen, insbesondere der Nematoden, Enchytraeidae, Acari und Collembola werden anscheinend durch den relativ hohen Gehalt des Bodens an abbaufähigen organischen Stoffen, hohe und relativ gleichmäßige Feuchtigkeit des Bodens

Tab. 3: Abundanzen der Bodenfauna in Individuen pro Liter (= großgeschriebene Zahlen) bestimmt nach der Direktmethode (vgl. Methoden). Mittelwerte nur auf die Schicht 0 - 2 cm bezogen. Kleingeschriebene Zahlen: Individuen pro Kleinprobe; eingeklammerte Werte: aus 1 - 2 Individuen hochgerechnet; (sonstige Abkürzungen vgl. Tab. 2).

Paramo	Cumbal	Chiles	Huila	Ruiz	Cogua	Sumap.	Cocuy	Mucub.	Mittel	Präsenz	Mons.
Höhe in m	3470	4000	3700	3800	3650	3900	4050	3550		in	3230
Vegetation	E. + Gr.	Gr. + Lo.	E. + Moos	E. + Gr.	E. + Gr.	E. + Gr.	E. + Gr.	E. + Gr.		Einzel-	E. + Gr.
Schicht in cm	0 - 2	0 - 2	0 - 2	0 - 2	0 - 2	0 - 2	0 - 2	0 - 2	0 - 2	proben	0 - 5
Probenzahl	1	3	1	2	1	3	3	1	16		6 - 8
Gesamtvol. (ml)	4	11	4	9	4	12.5	11	4	63.5		73
Collembola	(273)		765	4000	1500	(250)	(222)	10250	1000	898	74 %
Protura	0 - 2		1 - 8	16	1 - 14	1	0 - 2	41	4	79	13 %
Hemiptera										252	4 %
Coleoptera L.									16		9 %
Diptera Larv.	(250)	273	1059	750	600	(250)	(111)	750	(160)	473	70 %
Insecta Sonstige	(250)	0 - 3	3 - 11	3	3	1	0 - 1	3	0 - 1	63	22 %
Diplopoda	1		(59)						(91)	32	17 %
Paupoda			0 - 1	(88)	(250)	(100)			(250)	79	26 %
Isopoda			0 - 1	(59)	(100)				1	16	9 %
Copepoda	1636	6750	3824	5000	2500				1339		117
Oribat.	0 - 18	27	13 - 18	20	2 - 23				1008		
Acari	1727	750	412	(500)	500				2000		
Sonstige	3 - 10	3	1 - 3	2	1 - 4				8		
Tardigrada	545	(500)	647	(250)	600				750		
Nematodes	0 - 3		1 - 6	1	0 - 6				3		
Enchytraeid.	(91)								(250)	47	69
	0 - 1								1		
	4182	1750	1765	3750	4100	1000	1667	4250	5250	5717	13523
	7 - 23	7	8 - 11	15	19 - 22	4	7 - 8	17	21		
	2455	2500	765	1250	1600		1500	750	6500	2772	2240
	(375)	10	3 - 6	5	4 - 12		3 - 10	3	26		

und ein reiches Angebot klimatisch ausgeglichener Nischen (z. B. Grashorste, abgestorbene Teile von Espeletien) begünstigt. Überwiegend ungünstige Faktoren für die Bodenfauna, wie z. B. das Fehlen einer deutlich entwickelten Streuschicht, feinporiges dichtes Gefüge, stellenweise hohe tägliche Temperaturdifferenzen, werden anscheinend durch die o. g. Faktoren im Durchschnitt überkompensiert. Viele der insgesamt genannten Bodentiergruppen dringen – z. T. mit hoher Abundanz – in Merotope außerhalb des eigentlichen Bodens ein und nutzen sie gleichsam als Ersatz für die fehlende Streuschicht: (a) zentrale Teile von Gramineenhorsten, feuchte abgestorbene Teile von Espeletien und Polsterpflanzen (fast alle Bodentiergruppen), (b) trockene abgestorbene Teile von Espeletien (z. B. Acari, Collembola, Archaeognatha, Diplopoda, Pseudoscorpiones), (c) lebende Blätter von Espeletien (überwiegend Oribatiden in hoher Abundanz). Bei fast allen genannten Merotopen muß jedoch noch die Frage geklärt werden, inwieweit die genannten Tiergruppen auch Arten umfassen, die für den eigentlichen Boden nachgewiesen sind.

Verglichen mit den Angaben in der Literatur sind besonders die Abundanzen der Enchytraeidae als sehr hoch einzustufen. Zweifellos repräsentiert diese Gruppe nach oder mit den Lumbriciden die höchste Biomasse innerhalb der Meso-/Makrofauna des Paramobodens. Es wäre denkbar, daß die Enchytraeidae entgegen der vorherrschenden Auffassung stark an der intensiven Vermischung organischer und mineralischer Anteile des schwarzen A-Horizontes beteiligt sind. Ein Hinweis ist die Tatsache, daß in Dünnschliffen der oberen Bodenschichten des Monserrate-Paramos locker gelagerte Kleintierlosung ($\Phi 40 - 90 \mu\text{m}$) vorherrscht, was den Angaben für Enchytraeen-Losung entspricht (BABEL 1968/69).

Schon die wenigen Artbestimmungen, die seither bei Bodentieren des Paramos durchgeführt wurden, lassen Beziehungen zu anderen Faunen erkennen:

- Protura: *Eosentomon curupira* TUXEN
vier Paramos bei Bogotá (3200 - 3500 m) – Amazonasniederung
Eosentomon sturmi TUXEN
Páramo de Monserrate bei Bogotá (3250 m) – Magdalenatal bei Barrancabermeja (150 m)
Delamarentulus tristani (SILV.)
drei Paramos bei Bogotá (3200 - 3500 m) – u. a. Amazonasniederung, Elfenbeinküste
- Isopoda: *Proischiocia sturmi* VANDEL
zwei Paramos bei Bogotá (3200 - 3500 m) – Bergwald, Amazonasniederung (La Tagua), Westküste bei Tumaco
Erophiloscia longistyla VANDEL
zwei Paramos bei Bogotá (3200 - 3500 m) – Bergwald, Llanos orientales (Macarena 450 - 650 m), Magdalenatal bei Barrancabermeja
- Pseudoscorpiones: *Adolpium vastum* BEIER
Páramo de Monserrate bei Bogotá (3250 m) – Bergwald bei Bogotá (ca. 2800 m)

Schon diese Beispiele zeigen, daß für einige Arten nicht nur Verbindungen zum benachbarten Bergwald nachweisbar sind, sondern teilweise auch solche zu den Tieflandniederungen zu beiden Seiten und innerhalb der Kordillerenzüge. Dies scheint darauf hin-

zu deuten, daß sich ein Teil der Bodenfauna des Paramos aus dem Reservoir einstiger Tieflandarten ableitet und daß eine Anpassung an niedrigere Durchschnittstemperaturen, die oberhalb der Frostgrenze liegen, bei einigen Gruppen keine auffälligen morphologischen Anpassungen erfordert, falls die sonstigen Bedingungen (z. B. Nahrungsangebot, Feuchtigkeit) vergleichbar sind.

Einige andere Probleme, deren Bearbeitung in Zusammenarbeit mit der Universidad Nacional de Colombia in Bogotá geplant ist, sind:

- Beeinflussung der Bodenfauna durch das im Paramogebiet gängige Abbrennen, durch Beweidung und durch ackerbauliche Nutzung in Verbindung mit Düngung
- Höhe der Primärproduktion im Paramo und im angrenzenden Bergwald
- Art und Grad der Ausnutzung der Primärproduktion durch Tiere, tierische Produktivität, Stoffkreisläufe, Verluste durch Abschwemmung, Verlagerung, Wanderung
- Untersuchung der Paläoböden, u. a. im Hinblick auf Chitinreste von Bodenorganismen.

Insgesamt erweist sich die Bodenfauna der Espeletienregion innerhalb der Paramos als erstaunlich differenziert und abundant. Als Hauptunterschied zur Bodenfauna des Tieflandes kann das Fehlen der Termiten, das verminderte Auftreten von Ameisen und die geringe Diversität der Coleopteren genannt werden. Als positives Charakteristikum ist das Auftreten terrestrischer Hirudineen erwähnenswert. Die Mitwirkung der Bodenfauna an der intensiven Vermischung von organischen und mineralischen Bestandteilen des A-Horizontes ist wahrscheinlich.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit ist Teil einer umfassenderen Untersuchung, die eine erste Gesamtschau wichtiger ökologischer Probleme der andinen Paramoregion zum Ziel hat. In acht verschiedenen Gebieten der kolumbianisch-venezolanischen Paramoregion (3200 - 4600 m über NN) – insbesondere in den Zonen mit Espeletienvegetation (Espeletiinae: Asteraceae) – wurden Bodenproben entnommen. Einige physikalisch-chemische Eigenschaften der Böden wurden bestimmt und ihre Mesofauna insbesondere mit Hilfe der Berlese-Methode und der direkten Untersuchung von Kleinproben (2 - 8 ml) nach Gruppen quantitativ erfaßt. Einige Eigenschaften, die dem größten Teil der untersuchten Böden gemeinsam sind (z. B. AC-Profil, Fehlen einer gut ausgebildeten Streuschicht, hohe Abundanz von Enchytraeiden), und einige Unterschiede (z. B. verschiedenes Ausgangsmaterial der Böden) werden diskutiert.

Summary

Soil samples were collected in eight different areas of the colombian-venezuelan region paramo (3200 - 4600 m above sea-level) – especially in the parts with vegetation of Espeletiinae (Asteraceae). Some physico-chemical properties were examined and the mesofauna was collected by using Berlese-funnels and direct observation of the samples. Some of the properties common to the major part of the samples (e. g. AC-profiles, absence of litter, relatively rich mesofauna, high abundance of Enchytraeidae) and some differences (e. g. different maternal materials of soils) are discussed.

Resumo

O presente trabalho faz parte de um estudo mais abrangente que objetiva uma primeira visão geral dos importantes problemas ecológicos da região andina dos Páramos. Em oito zonas distintas da região dos Páramos Colombiana-Venezuelana (3200 - 4600 m acima do nível do mar) — especialmente nas áreas de vegetação de espelécias (Espeletiinae: Asteraceae) — coletaram-se amostras de solo. Determinou-se algumas qualidades físico-químicas dos solos, e colheu-se quantitativamente a mesofauna dos mesmos, dividida em grupos, usando sobretudo o método de **Berlese**, e o exame direto de amostras pequenas (2 - 8 ml). Discutem-se algumas qualidades comuns à maior parte dos solos estudados (p. e. perfis AC, ausência de uma camada de detrito vegetal bem desenvolvida, alta abundância de enchittraeídeos), como também algumas diferenças (p. e. materiais diferentes de solos).

Danksagung

Mein Dank gilt zunächst dem Deutschen Akademischen Austauschdienst und der Universidad Nacional de Colombia, die in den Jahren 1967 - 1969 und 1978 die Voraussetzungen für die Durchführung dieser Untersuchungen geschaffen haben. Danken möchte ich auch meinen Freunden Prof. Alberto Abouchaar und Prof. Orlando Rangel sowie allen Kollegen und Studenten des "Departamento de Biología" der "Universidad Nacional" in Bogotá, die mich bei diesen Untersuchungen unterstützten und Herrn Dr. Abdon Cortes von Instituto A. Codazzi in Bogotá, der uneigennützig die Analyse der Bodenproben ermöglichte. Herrn Prof. Dr. H. Fölster (Göttingen) und Herrn Dr. F. Grüneberg (Hannover) danke ich für die kritische Durchsicht der Abschnitte zu den physikalisch-chemischen Bodeneigenschaften.

Literatur

- BABEL, U. (1968/69): Enchytraeen-Lösungsgefüge in Löss.- *Geoderma* 2: 57 - 63.
 CLEEF, A. M. (1981): The Vegetation of the Páramos of the Colombian Cordillera Oriental.- *Dissertationes Botanicae* Bd 61. Vaduz.
 CORTES, A. (1976): Taxonomía de Suelos. Bogotá, Instituto Geográfico "A. Codazzi", Bd. 12 (1): 1 - 472.
 DUCHAFOUR, Ph. (1976): Atlas Écologique des Sols du Monde.- Paris, New York, Barcelone, Milan.
 EIDT, R. C. (1968): The Climatology of South America.- In: *Biogeography and Ecology in South America*, Bd. 1: 54 - 81, The Hague.
 FÖLSTER, H., W. HETSCH und E. SCHRIMPF (1977): Late Quaternary Paleosols in the Western Central Cordillera of Colombia.- *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 21: 245 - 264, Amsterdam.
 FÖLSTER, H. und H. VON CHRISTEN (1977): The Influence of Quaternary Uplift on the Altitude Zonation of mountain Soils on Diabase and volcanic Ash in humid Parts of the Colombian Andes.- *Catena* 3: 233 - 263, Gießen.
 FÖLSTER, H. und W. HETSCH (1978): Paleosol Sequences in the Eastern Cordillera of Colombia.- *Quaternary Research* 9: 238 - 248, New York.
 FORERO, M. Ch. und L. A. CORTES (1977): Influencia de cenizas volcánicas en algunos suelos de la Sabana de Bogotá.- *Suelos Ecuatoriales. Memoria V. Congreso latinoamer.* 8 (1): 406 - 411, Bogotá.
 FRANZ, H. (1979): Ökologie der Hochgebirge.- Stuttgart.
 FRANZMEIER, D. P. und A. CORTES (1972): Clima y sucesión de suelos derivados de cenizas volcánicas en la Cordillera Central.- II. Panel Suelos Volcanicos de America: 139 - 152, Pasto.
 FROELICH, C. G. (1966): Notas sobre a Ecologia de Planarias terrestres.- *Progreso en Biología del Suelo. Unesco Montevideo*: 299 - 301.

- FROELICH, C. G. (1967): A Contribution to the Zoogeography of Neotropical Land Planarians.- *Acta Zool. Lilloana* 23: 153 - 162, Tucumán.
 HERMAN, L. H. (1981): Revision of the Subtribe Dolicaonina of the New World, with discussions of Phylogeny and the Old World Genera (Staphylinidae, Paederinae).- *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 167 (6): 327 - 520, New York.
 HETSCH, W. (1976): Die Beziehung von Niederschlag und Bodenbildung in der Andenkordillere Venezuelas.- *Göttinger Bodenk. Ber.* 41: 1 - 167, Göttingen.
 JAGNOW, G. (1972): Der Einfluß von Niederschlag und Höhenlage auf den Humusgehalt ostafrikanischer Böden.- *Z. Pflanzenern. Bodenk.* 131: 13 - 20, Weinheim/Bergstraße.
 JENNY, H., F. BINGHAM und PADILLA-SARAVIA (1948): Nitrogen and Organic Matter Contents of Equatorial Soils of Colombia, S. A.- *Soil Science* 66: 173 - 186, Baltimore.
 JENNY, H. (1950): Bodennitrostoff und seine Abhängigkeit von Zustandsfaktoren.- *Z. Pflanzenern. Bodenk.* 109 (2): 97 - 112, Weinheim/Bergstraße.
 LAUER, W. (1952): Die humiden und ariden Jahreszeiten in Afrika und Südamerika und ihre Beziehungen zu den Vegetationsgürteln.- *Bonner Geogr. Abh.* 9: 1 - 98, Bonn.
 LAUER, W. (1979): La posición de los Páramos en la estructura del paisaje de los Andes tropicales.- In: SALGADO-L. (Hrsg.): *El medio ambiente Páramo*: 29 - 45, Caracas.
 LÖFFLER, H. (1966): Beitrag zur Kenntnis der Harpacticiden- und Ostracodenfauna Chiles.- *Zool. Anz.* 176 (3): 192 - 205, Leipzig.
 LOPEZ, H. A. und L. A. CORTES (1978): Los suelos orgánicos de Colombia, su origen, constitución y clasificación.- *Instituto Geogr. A. Codazzi* 14 (2): 1 - 190, Bogotá.
 LUNA, Z. C. (1975): Suelos de ceniza volcánica del Cauca.- *Instituto Geogr. A. Codazzi* 11 (8): 1 - 119, Bogotá.
 MUÑOZ, B. und G. BENAVIDES (1978): El uso de determinaciones químicas en la taxonomía de suelos de U. S. D. A.- *Suelos Ecuatoriales* 9 (1): 53 - 64, Bogotá.
 QUINTERO Qu., J. und A. J. VIVES (1962): Aspecto químico y recuperación de la fertilidad de un "suelo de páramo".- *Boletín Lab. Químico Nac.* 5: 1 - 49, Bogotá.
 RINGUELET, R. A. (1979): Biogeografía de los Hirudíneos de America del Sur y de Mesoamerica.- *Obra del Centenario del Museo de La Plata* 6: 1 - 27.
 RINGUELET, R. A. (1980): Hirudíneos terrestres Nor andinos y Alto andinos de America del Sur.- *Neotrópica* 26 (75): 3 - 11, La Plata.
 SALGADO-LABOURIAU, M. L. (Hrsg.) (1979): *El Medio ambiente Páramo*.- Caracas.
 SALT, G. (1954): A contribution to the Ecology of the Upper Kilimanjaro.- *J. Ecol.* 42: 375 - 423, Cambridge.
 SCHNETTER, R., G. LOZANO, M. L. SCHNETTER und H. G. CARDOZO (1976): Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia, I.- *Caldasia* 11 (54): 25 - 52, Bogotá.
 SILVA, F., F. I. OLARTE und B. DE MUÑOZ (1973): Métodos analíticos del Laboratorio de Suelos.- *Instituto Geográfico A. Codazzi*, Bogotá.
 STURM, H. (1978): Zur Ökologie der andinen Paramoregion.- *Biogeographica* 14: 1 - 121, The Hague, Boston, London.
 TUXEN, S. L. (1976): Protura of Columbia (Insecta).- *Studies Neotrop. Fauna* 11: 25 - 36, The Hague.
 USDA (1975): *Soil Taxonomy*.- Agriculture Handbook No. 436, U. S. Department of Agriculture, Washington.
 VANDEL, A. (1972): Les Isopodes terrestres de la Colombie.- *Studies Neotrop. Fauna* 7: 147 - 172, The Hague.
 ZÖTTL, H. W. (1970): Die Eisendynamik in Böden der Páramostufe der Anden Venezuelas.- *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 127 (1): 10 - 18, Weinheim/Bergstraße.

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. Helmut Sturm
 Hochschule Hildesheim
 Marienburger Platz 22
 D - 3200 Hildesheim
 BR Deutschland

Zum Druck angenommen im Dezember 1982